# Über die Entwicklung des Kalkskeletes von Asteroides calycularis und dessen morphologischer Bedeutung.

Von

**G. v. Koch.**

Mit Tafel XX u. XXI.

Bei meinen Untersuchungen über den Bau von Mussa hatte ich früher bemerkt, dass zwischen dem krystallinischen Kalk, welcher die Sternleisten (Septa) zusammensetzt und der hyalinen Bindesubstanz, welche denselben umgiebt, sich Zellen finden, die eine zusammenhängende Schicht bilden. Später gelang es mir auch bei anderen Madreporarien und zwar eben so wohl bei aporosen, als perforaten, bei Einzelthieren und Büschen Zellen von der gleichen Lagerung, wenn auch nicht immer mit derselben Leichtigkeit und Schärfe wie bei Mussa nachzuweisen.

Diese Beobachtung gab Veranlassung folgende zwei Fragen aufzustellen:

1) Scheiden die eben besprochenen Zellen das Kalkskelet aus?
2) Sind die eben genannten Zellen als Bestandtheile der Bindesubstanz (Mesoderm) zu betrachten, oder gehören sie zum Ectoderm und ist, analog wie bei den axiferen Alcyonarien m., das Skelet eine Ausscheidung der ursprünglich äußeren Oberfläche des Körpers, welche nur scheinbar innen liegt?

Man hat bisher, von früheren, nur durch vollständige Unkenntnis der Lage von Weich- und Harttheilen zu einander hervorgerufenen Meinungen abgesehen, angenommen, die Kalkgerüste der Madreporarier seien Producte der Bindesubstanz und dieser Annahme widersprechen, so weit mir die Litteratur bekannt, bis jetzt keine Beobachtungen, als die meinigen. Dieser Umstand bewog mich bis heute eine bestimmte

Ansicht über diese Frage nicht zu äußern und habe ich lieber versucht durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen, welche allerdings wegen verschiedener Hindernisse drei Jahre lang dauerten, so viel Material zu sammeln um meine Meinung beweisen zu können. Eine kurze Schilderung dieser Untersuchungen und ihre Resultate geben die folgenden Zeilen.

---

Als Untersuchungsobject musste aus praktischen Gründen Asteroides calycularis am günstigsten erscheinen. Diese Koralle ist im Mittelmeer bei Neapel häufig und bei den vortrefflichen Einrichtungen der Zoologischen Station sind die Thiere nicht allein leicht am Leben zu erhalten, sondern es gelingt auch ohne Schwierigkeit die Aufzucht der Larven. Lacaze Duthiers[1] hat von ihrer Entwicklung eine (natürlich mit Abzug des Histiologischen) genaue und eingehende Schilderung gegeben, ich werde mich hier auf die Beschreibung der Skeletbildung beschränken, über welche dieser Autor nur wenig mittheilt. Wegen der Histiologie vergleiche man Mereschkowsky[2].

---

Die ersten Andeutungen des Skeletes treten bei Asteroides immer erst einige Zeit nach dem Ansetzen der Larven auf. Versuche, Skelete von solchen Exemplaren zu bekommen, welche durch starke Strömung am Festsitzen verhindert und schwebend im Wasser erhalten wurden, schlugen vollständig fehl, trotzdem solche Individuen wochenlang vollständig munter blieben, auch eine scheibenförmige Gestalt angenommen hatten, zeigte sich bei keinem eine Spur von festen Theilen, während ihre gleichaltrigen Genossen schon Skelete mit Sternleisten gebildet hatten[3]. — Die Ansetzung der Larven erfolgte entweder an Glasflächen, oder auf Korkscheibchen, bei einigen auch auf Steinchen und alten Korallenskeleten. Von ersteren sind besonders die Wände der Zuchtbehälter zu nennen, an denen und zwar meist in der Höhe des Wasserspiegels sich viele Larven ansetzten, welche aber aus praktischen Gründen bloß in ihren späteren Stadien zur Untersuchung brauchbar waren. Anderseits benutzte ich Deckgläser, welche in Korke gesteckt

---

[1] Archives de Zoologie expérimentale Tome I—III. 1872—74. Développement des Corailliaires.

[2] Comptes rend. Ac. Sc. Paris T 90. No. 18 p. 1086. Sur la structure de quelques Corailliaires.

[3] Ich verwendete desshalb viele Zeit auf diese leider verunglückten Versuche, weil ich hoffte auf diese Weise die besten Präparate zur Demonstration der allerersten Skeletanlage zu erhalten.

direct unter der Wasseroberfläche entweder senkrecht oder wagrecht schwimmend erhalten wurden. Auch auf diese Gläschen setzten sich die Larven gern [1] und fingen dann nach kürzerer oder längerer Zeit an Skelete zu erzeugen. Manche, schon Tage lang festsitzende Exemplare lösten sich später wieder los, wenn man sie in heftige Strömung brachte, und ich habe beobachtet, dass einige von diesen auf den, von ihnen verlassenen Gläschen kleine Kalkplättchen zurückgelassen hatten. Ich glaube mich sogar überzeugt zu haben, dass von diesen losgelösten Individuen einzelne sich wieder ansetzten und später ein ganz normales Skelet zu Stande brachten. Die, auf oben beschriebene Weise auf Deckgläschen festsitzenden Larven wurden nach Ablauf verschieden langer Zeitabschnitte in destillirtem Wasser, das unter Umständen mit ein wenig Kali versetzt wurde [2], abgetödtet und dann vermittels einer Spritzflasche alle organischen Theile entfernt. In ähnlicher Weise wurden die anderen, auf den Wänden, kleinen Steinchen etc. festsitzenden Exemplare behandelt und so eine Sammlung von Skeleten aus allen Entwickelungsstadien zusammengebracht. Von den an Kork angesetzten Exemplaren, welche, wie ich hier bemerken will, sich fast niemals wieder ablösten, wurden ebenfalls eine große Zahl von Individuen in verschiedenen Altersstufen getödtet, aber meist durch absoluten Alkohol und dieselben dann entweder ungefärbt oder nach Tingirung mit Carmin in 70% Alkohol aufbewahrt um später für Schnitte und Schliffe benutzt zu werden.

---

Sowohl durch die Betrachtung der auf die oben angegebene Weise gereinigten Skelete der Larven, als auch durch eine genaue Untersuchung von Querschnitten durch dieselben konnte nun festgestellt werden, dass die erste Anlage des Skelets eine ringförmige, also im

---

[1] Es gelang mir auch scheibenförmige Larven dadurch auf Deckgläschen zu fixiren, dass ich auf letztere einen Tropfen Seewasser gab, in diesen die Larve legte und das Ganze dann einige Tage in einer feuchten Kammer aufbewahrte. Ungefähr die Hälfte der so behandelten Exemplare hatten sich nach 2 oder 3 Tagen vollständig festgesetzt und die meisten unter ihnen schon mit der Skeletbildung begonnen.

[2] Es muss hier bemerkt werden, dass bei Anwendung stärkerer Kalilösungen, oder bei zu langem Liegenlassen in denselben, die Skelete sich leicht von ihrer Unterlage trennen. Ich glaube daraus schließen zu können, dass jene mit der letzteren durch einen organischen Kitt vereinigt sind, wenn ich auch einen solchen direkt nicht nachweisen konnte. Eine ähnliche Kittsubstanz scheint auch die einzelnen Bestandtheile des Skeletes unter sich zu verbinden. (Man vergleiche meine Notizen über die Zusammensetzung der Korallenskelete.)

Centrum durchbrochene Scheibe darstellt. Diese besteht der Hauptsache nach aus kohlensaurem Kalk und ist zusammengesetzt aus sphäroiden Stücken, welche, wie ihr Verhalten im polarisirten Licht und beim Kochen mit concentrirter Kalilauge beweist, aus concentrisch geschichteten, wohl immer rhombischen Krystallen aufgebaut sind. Die einzelnen Sphäroide besitzen nicht dieselbe Größe in allen Theilen der Scheibe, sie sind größer im Centrum und werden immer kleiner, je weiter nach dem Rand zu sie liegen. An den Stellen, wo sie dicht neben einander liegen, nehmen sie eine polyedrische Form an und nur im Umkreis der Lücken, welche sich in den jüngeren Skeletplättchen häufig finden, so wie in der Nähe des Randes und des Centrums erscheinen dieselben mehr oder weniger frei und vollständig ausgebildet. Man kann an solchen Stellen auch bemerken, dass die als normal gebildet zu betrachtenden Sphäroide meist durch einen deutlichen dunklen Strich in zwei Hälften getheilt sind (s. Fig. 7, 19 u. 23). — Die eben beschriebene, erste Skeletanlage liegt, wie man leicht an Schnitten nachweisen kann (vgl. Fig. 1, 2, 8 u. 9) zwischen der Unterlage, worauf die Larve sitzt und dem Ectoderm ihrer Aboralfläche. Die Zellen des letzteren sind wie die an der übrigen Körperoberfläche der Larven cylindrisch und zeigen einen deutlichen Kern, nur an tingirten Präparaten sind sie durch etwas dunklere und gleichmäßige Färbung von den übrigen, welche an ihrem freien Ende sehr hell erscheinen, unterschieden (vgl. Fig. 1—3, 8 u. 9). Kalkconcremente konnten in jenen Zellen trotz speciell darauf gerichteter Untersuchungen nicht wahrgenommen werden. — Aus den angeführten Thatsachen ergiebt sich, dass die erste Anlage des Skeletes von Asteroides weder ein Product des Entoderms, noch der Bindesubstanz (Mesoderm) sein kann, denn sie ist von beiden Schichten zu jeder Zeit durch ein zusammenhängendes Lager von Ectodermzellen geschieden. Diese erste Anlage muss also ein Product des Ectoderms sein und zwar einfach eine Ausscheidung desselben, da sich, im Falle die Sphäroiden in Ectodermzellen vorgebildet würden und dann erst nach außen treten, sich die jüngeren Stadien jener in diesen vorfinden müssten.

Die Weiterentwickelung des Skeletes erfolgt nun durch Vervollständigung und Vergrößerung der eben geschilderten basalen Scheibe (dem Fußblatt der Autoren) und durch Anlage der Sternleisten oder Septen. Erstere geht in der Weise vor sich, dass sich die oben gedachten Lücken durch Zunahme der Sphäroiden nach und nach ausfüllen und sich sowohl im Centrum, als am Rande neue Sphäroiden bilden,

nach und nach vergrößern und zuletzt mit einander verschmelzen. Die Sternleisten werden vorgebildet durch radiale, zwischen je zwei Scheidewänden in der Mitte liegende Entodermwülste, welche eine ziemlich bedeutende Größe erreichen. Später beginnt sich unter diesen das Ectoderm etwas von seiner Unterlage (dem Fußblatt) zu erheben, und gleichzeitig erscheinen an diesen Stellen weitere, aus kleinen Krystallen bestehende Kalkausscheidungen, welche mit dem Fußblatt verschmelzen und die Anfänge der Sternleisten darstellen. Diese sind, wie schon LACAZE DUTHIERS angegeben, zuerst in Zwölfzahl vorhanden, wie die Scheidewände und zeigen bald nach ihrem Auftreten an den peripherischen Enden eine Theilung in zwei Äste. Das Centrum der Scheibe bleibt von ihnen vorläufig noch frei (vgl. Fig. 1, 2 u. 13).

In einem nun folgenden Stadium erscheinen die Sternleisten weiter entwickelt; sie bilden schmale, aber verhältnismäßig hohe Leisten, über denen das Ectoderm in Form einer Falte eingebuchtet ist. Zugleich beginnen sie sich an der Peripherie weiter zu verästeln (vgl. Fig. 3).

Später vergrößern sich die Sternleisten noch mehr. Sie breiten sich theilweise in Form dünner Lamellen aus, erhalten kleine dornförmige Fortsätze und ihre peripherischen Enden fangen an mit einander zu verschmelzen und das durchlöcherte Mauerblatt (theca) zu bilden. Gleichzeitig beginnt sich auch eine Verschmelzung der centralen Enden bemerkbar zu machen, welcher Vorgang die Bildung eines Säulchens (columella) einleitet. — Während der eben angeführten Veränderungen an den Septen, bei manchen Exemplaren etwas früher, bei anderen später, beginnt sich an den freien Rand des jungen Asteroides, an der Übergangsstelle des basalen und des seitlichen Theiles der Leibeswand eine weitere Ausscheidung von Kalk durch das Ectoderm zu bilden, welche mit dem Fußblatt in Zusammenhang steht und eine dünne, undurchbohrte und ziemlich glatte Lamelle darstellt. Diese ist die Epithek der Autoren und es ist für die Auffassung derselben von Wichtigkeit zu bemerken, dass dieselbe ursprünglich vom Mauerblatt ganz getrennt ist und erst sekundär mit den Fortsätzen desselben verschmilzt (vgl. Fig. 3, 4 u. 14).

Von nun an erfolgt die Weiterentwicklung des Skeletes hauptsächlich durch Höhenwachsthum der Sternleisten, des Mauerblattes, des Säulchens und der Epithek[1], wie es am besten durch die Figuren 14

[1] Es ist nicht selten mit dem Wachsthum in die Höhe zuerst eine Verminderung des Querdurchmessers verbunden, so dass man an älteren Einzelthieren, bei

bis 16 veranschaulicht wird. Nur das Eine ist hervorzuheben, dass bald von den ursprünglich vorhandenen zwölf Sternleisten, sechs stärker wachsen als die übrigen mit ihnen alternirenden und dieselben desshalb zwei Cyclen zu bilden scheinen (vgl. Fig. 16). Zugleich bemerkt man an solchen Individuen die Anfänge von zwölf neuen, je zwischen zwei der zuerst gebildeten, auftretenden Sternleisten, welche als kleine Vorsprünge des Mauerblattes zu erkennen sind (vgl. Fig. 16).

So weit reichen meine Untersuchungen an selbst gezüchteten Exemplaren[1]. Weitere Entwicklungsstadien fand ich unter der großen Zahl von Korallenskeleten, welche von mir während einer Reihe von Jahren im Golf von Neapel gesammelt wurden. Diese zeigen, wie sich die, bei dem vorhin besprochenen Stadium erst angedeutete, zweite Serie von 12 Sternleisten weiter entwickelt (vgl. Fig. 17), wie nachträglich die ersten 12 wieder einander gleich werden und sich schließlich noch eine Serie von weiteren 24 zwischen die vorhandenen einschiebt (vgl. Fig. 18). — Mit den nun vorhandenen 48 Sternleisten scheint eine gewisse Entwicklungsstufe abgeschlossen und die bis jetzt vereinzelten Individuen beginnen sich nun durch Knospung zu vermehren und kleine Büsche zu bilden (vgl. Fig. 21), und wie aus einzelnen meiner Beobachtungen hervorzugehen scheint, auch geschlechtsreif zu werden. Die kleinen Stöcke vergrößern sich dann durch weitere Knospenbildung[2] und später tritt in den größeren Kelchen noch ein Cyclus von 48 Sternleisten auf, welche sich aber nicht immer vollständig entwickeln. Gleichzeitig mit dieser Vermehrung werden die 12 Sternleisten des zweiten Cyclus denen des ersten gleich, so dass nun 24 (meist aber nicht alle ausgebildet) Hauptsepta vorhanden sind.

---

Am Schluss möge noch die Thatsache Platz finden, dass sich bei Querschliffen von Asteroidesindividuen von verschiedenem Alter sowohl

---

denen sich später der Kelch um ein Bedeutendes erweitert, dicht über der Basis eine Einschnürung bemerken kann.

[1] Ich will hier bemerken, dass die jüngsten und einfachsten Skelete von solchen Larven herrühren, welche Ende Juni getödtet wurden. Das älteste und am weitesten ausgebildete Skelet, Fig. 16 abgebildet, stammt von einem Individuum, das bis Ende October in Darmstadt am Leben geblieben war. Andere, noch jetzt (Ende December) lebendige Exemplare zeigen keinen weiteren Fortschritt im Wachsthum.

[2] Hier mag darauf aufmerksam gemacht werden, dass bei den älteren und größeren Büschen die Polypenkelche durch gegenseitige Anpassung einen mehr oder weniger polygonalen Umriss erhalten und die Epithek häufig bloß auf die untere Seite der Colonie beschränkt wird.

an der Mauer, als auch an den Sternleisten, und am deutlichsten an der Columella zwischen der Bindesubstanz und dem Kalkskelet eine geschlossene Zellenlage findet, welche nur von dem Theil des Ectoderms, welcher die erste Anlage der Sternleisten umhüllt, abgeleitet werden kann. (Man vgl. Fig. 10 u. 11.)

---

Aus den mitgetheilten Thatsachen glaube ich folgende Sätze ableiten zu können.

1) Bei Asteroides calycularis und wahrscheinlich auch bei anderen Madreporarien [1] ist das ganze Skelet: Fußblatt, Sternleisten, Mauerblatt und Epithek, eine Ausscheidung von Zellen des primären Ectoderm.

2) Das Mauerblatt entsteht durch Verschmelzung der peripherischen Enden der Sternleisten, und dasselbe bildet sich unabhängig von der Epithek, mit welcher es erst sekundär theilweise verschmilzt.

3) Die Sternleisten bilden 3 oder 4 Cyclen, von je 12, 12, 24 und eventuell 48 Stück. Immer erscheinen die jüngeren zwischen zwei älteren [2].

Darmstadt, December 1881.

---

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XX und XXI [3].

Fig. 1. Radialschnitt einer Ende Juni getödteten Asteroideslarve, welche sich auf Kork festgesetzt hatte. Die erste Anlage des Skelets liegt zwischen Ectoderm und Kork in Gestalt kleiner mehr oder weniger mit einander verschmolzener Kalkconcremente. Die Entodermverdickungen, welche die Stelle der sich später entwickelnden Sternleisten einnehmen, sind der Länge nach durchschnitten. Vergrößerung $^{40}/_{1}$.

Fig. 2. Ein Schnittvon demselben Individuum parallel dem vorigen, aber excentrisch. Drei Scheidewände und zwei der eben angeführten Ectodermwülste sind quer durchschnitten. Die Skeletanlage ist ebenfalls deutlich. Vergr. $^{40}/_{1}$.

---

[1] Man siehe Fig. 12 und die Einleitung.

[2] Man vergleiche darüber meine Mittheilungen über das Skelet der Korallen, Morphol. Jahrbuch 1879 und 1882, an welchem Orte die Gültigkeit der beiden letzten Sätze für verschiedene andere Korallen dargethan ist.

[3] Bei allen Figuren bedeutet *e* Ectoderm, *n* Entoderm, *z* Bindesubstanz (Mesoderm), *c* Kalk, *K* Kork.

Fig. 3. Theil eines etwas excentrischen Schnittes von einem älteren Individuum. Eine Scheidewand und zwei junge Septen sind quer durchschnitten. Das Verhalten des Ectoderms zum Skelet ist deutlich. Vergr. $^{75}/_{1}$.

Fig. 4. Randtheil eines Schliffes von einem Individuum, welches Mitte Juli getödtet wurde. Abgebildet zur Demonstration der Epithekbildung. Vergrößerung $^{120}/_{1}$.

Fig. 5 u. 6. Untere Ansicht zweier Stücke vom Skelet einer Larve, welche wenig älter als die Fig. 1 abgebildete war, aber schon Anfänge von Sternleisten zeigte. Fig. 5 ist ein Stück von der Peripherie, Fig. 6 vom Centrum. Zwischen den Kalkconcretionen sind noch einzelne Lücken. Die Sternleisten scheinen als dunklere Streifen durch. Vergr. $^{175}/_{1}$.

Fig. 7. Eines der krystallinischen Kalkellipsoide, welche das Skelet zusammensetzen, etwas stärker vergrößert. (Dasselbe ist identisch mit dem auf der vorigen Figur mit *x* bezeichneten.)

Fig. 8. Ein kleines Stückchen der Basis von dem Fig. 1 abgebildeten Schnitt, stärker vergrößert. Das Entoderm erscheint blasig, mit einzelnen roth gefärbten Kernen und mit »gelben Zellen«. Eine Stützmembran (Bindesubstanz) erscheint noch kaum angedeutet. Die Ectodermzellen sind, besonders an ihren freien Enden, deutlich contourirt und besitzen roth tingirte Kerne. Die Kalkconcretionen sind ganz kleine Sphäroide und Doppelsphäroide, welche zwischen dem freien Rand der Ectodermzellen und den Wandungen der Korkzellen liegen.

Fig. 9. Drei Ectodermzellen von einer andern Stelle desselben Schnittes, mit einem Kalkkörperchen, welche etwas von der Korkunterlage abgehoben waren.

Fig. 10. Stück von einem Querschliff (circa 2 Millimeter unterhalb des Kelchrandes) eines älteren einem Busch angehörenden Asteroides-Individuum. Das Verhältnis der Sternleisten, des Mauerblattes und der Columella zu den Weichtheilen (besonders Leibeswand und Scheidewänden) ist deutlich zu sehen. Die Epithek fehlt hier.

Fig. 11. Kleines Stückchen einer Sternleiste mit den zugehörigen Weichtheilen von der vorigen Figur (bei *y*) stärker vergrößert. Die letzteren haben sich etwas von der Kalkmasse abgelöst und man sieht deutlich die Zellen der skeletbildenden Membran (Ectoderm), darauf folgend eine Bindesubstanzlamelle und auf diese die Zellen des Entoderm.

Fig. 12. Ein ähnlicher Schliff wie der vorige, aber von einer aporosen Koralle (von Mussa) wo die angeführten Gewebe noch viel deutlicher erscheinen.

Fig. 13. Skelet von einem auf Glas angesiedelten Asteroides calycularis, etwas älter als das Fig. 5 und 6 theilweise abgebildete Stadium, bei auffallendem Licht gezeichnet. Die Septa zeigen die oben beschriebene Gestalt und sind noch vollständig von einander getrennt. Vergr. circa $^{16}/_{1}$.

Fig. 14. Ein etwas älteres Stadium. Die Sternleisten haben durch seitliche Auswüchse eine complicirte Gestalt bekommen. Theilweise sind sie an der Peripherie mit einander verschmolzen zur ersten Anlage des Mauerblattes, auch im Centrum haben sich schon mehrere mit ihren Nachbarn vereinigt. Ein schmaler Rand von Epithek ist vorhanden.

Fig. 15. Noch etwas vorgerückteres Stadium. Das Mauerblatt ist durch weitere Verschmelzungen der Sternleisten vollständig geschlossen, das Säulchen

ist durch nahezu vollkommene Vereinigung der centralen Septalenden angedeutet.

Fig. 16. Ältestes Stadium der gezüchteten Larven (s. Text). Sechs Sternleisten überragen die übrigen, eine neue Serie von 12 weiteren Sternleisten ist angedeutet, die Columella weiter entwickelt. Das Exemplar zeichnet sich durch eine sehr bedeutende Entwicklung der Epithek aus. Vergrößerung $^{18}/_{1}$.

Fig. 17. Bedeutend weiter entwickeltes Stadium von fast 2 mm Höhe, auf einer Muschelschale festsitzend. Es sind 24 Sternleisten vorhanden, welche nach ihrer relativen Größe in drei Ordnungen zerfallen. Die Epithek reicht nicht bis zum Rande des Kelches. Vergr. $^{12}/_{1}$.

Fig. 18. Nahezu ausgewachsenes Einzelindividuum mit 48 Sternleisten, von denen zwölf über die übrigen hervorragen. Vergr. $^{8}/_{1}$.

Fig. 19 u. 23. Das Fig. 7 abgebildete Sphäroid im polarisirten Licht.

Fig. 20. Schliff durch ein Einzelindividuum von Asteroides, wenig unter dem Kelchrand. Die Epithek ist secundär mit den Fortsätzen des Mauerblattes verbunden. Vergr. circa $^{4}/_{1}$.

Fig. 21. Ansicht einer kleinen Colonie, von Asteroides von oben. Um $^{1}/_{5}$ vergr.

Fig. 22. Kleiner Theil von einem Schliff durch ein ähnliches Individuum, wie das in Fig. 20 abgebildete. Die Epithek ist, wahrscheinlich durch aufsitzende Fremdkörper (z. Theil gezeichnet) veranlasst, etwas weiter als gewöhnlich von dem Mauerblatt entfernt geblieben.